

LES SAURIENS ANTÉ-CRÉTACÉS

Par Robert HOFFSTETTER.

Les *Squamata* (Sauriens et Serpents) se distinguent des autres Reptiles par leur os carré mobile (streptostylique). Cette mobilité est due au fait que l'arc infratemporal des *Diapsida* n'existe plus chez les *Squamata*, où le quadratojugal ne s'ossifie pas, et où le jugal perd sa longue apophyse postérieure (l'os disparaît même complètement chez les Serpents).

L'origine du groupe, et en particulier celle des Sauriens, a été l'objet de longues discussions. On admet aujourd'hui que la souche doit être recherchée parmi les *Diapsida* primitifs, et spécialement dans les *Eosuchia* du Permien sud-africain.

Un groupe de transition est constitué par des genres du Trias inférieur d'Afrique du Sud : *Prolacerta*, *Pricea*, *Paliguana* et peut-être *Noteosuchus* (on ne connaît pas le crâne adulte de ce dernier) ; il convient d'y ajouter (HOFFSTETTER 1953) *Santaisaurus*, du Trias inférieur de Chine. La position intermédiaire des genres sud-africains est telle que HUENE (1952, p. 197) les place dans une même famille, les Prolacertidés, et qu'il inclut celle-ci dans les Sauriens. En fait, d'assez fortes différences s'observent entre les vrais Prolacertidés (*Prolacerta*, *Pricea*) et les autres genres. L'ensemble équivaut au moins à une superfamille, les *Prolacertoidea*, caractérisée par l'affaiblissement, et peut-être l'interruption, de l'arc infratemporal. Mais le quadratum n'est pas encore franchement streptostylique ; le quadratojugal subsiste comme élément ossifié ; le palais conserve la conformation archaïque des Eosuchiens ; enfin, le bassin de *Noteosuchus* est encore très primitif, avec un pubis et un ischion en plaques contiguës, sans fenêtre pubo-ischienne. Il semble donc que les Prolacertoïdes, s'ils amorcent effectivement l'évolution vers les Sauriens, doivent cependant être maintenus parmi les Eosuchiens.

Un long hiatus sépare les Prolacertoïdes des premiers Sauriens indiscutables. Ceux-ci ne sont connus qu'à partir du Jurassique supérieur, et seulement par quelques rares trouvailles. Mais l'absence d'archives plus anciennes confère un intérêt tout spécial aux formes de ce niveau. Il règne encore une certaine confusion à propos de celles-ci, d'où la nécessité d'un examen critique des restes du Jurassique supérieur qui ont été rapportés aux Sauriens, et de ceux qui ont été classés par erreur dans d'autres groupes. J'examinerai les divers genres intéressés, en les classant par ordre géographique.

PURBECKIEN D'ANGLETERRE.

1. **Macellodus** Owen 1854 = *Macellodon* Owen 1861 = (?) *Saurillus* Owen 1855. — Le type de *M. Brodiei* Owen 1854, de Dudlestone Bay, est un petit maxillaire portant 13 ou 14 dents. Ces dents, pleurodentes, à remplacement successif, sont bien d'un Saurien ; elles se particularisent par les couronnes comprimées et striées, au bord supérieur crénelé dans les pièces vierges. Les singularités du maxillaire sont peut-être dues en partie à une déformation : la portion antérieure plonge vers le bas ; l'apophyse postérieure, qui porte les 7 dernières dents, est extraordinairement longue et grêle, et indique une orbite vaste.

Le dentaire (paratype de la même espèce) est typiquement celui d'un Saurien. Ses dents ont le même style que celles de la mâchoire supérieure. Mais, d'après les figures, elles indiquent un animal franchement plus petit, peut-être une espèce distincte.

On ne peut admettre que les plaques dermiques du même gisement appartiennent à la même espèce, comme le suppose OWEN (1854) et comme l'admet LYDEKKER (1888). Ces pièces, non figurées, sont incompatibles par leurs dimensions (17 × 13 mm.) avec un animal de la taille du Lézard des murailles. Elles proviennent plutôt d'un petit Crocodile, dont elles ont le style d'après OWEN.

Le même gisement a fourni d'autres dentaires, décrits par OWEN (1855) sous le nom de *Saurillus obtusus*, mais LYDEKKER (1888) les déclare inséparables de ceux de *M. Brodiei*.

PORTLANDIEN INFÉRIEUR DE FRANCONIE (ALLEMAGNE).

2. **Ardeosaurus** Meyer 1860. — Le génotype, *A. brevipes* (Meyer 1855) (fig. 1B) provient de Workerszell, près Eischtätt. C'est un petit lézard, au corps déprimé, aux pattes courtes, dont la queue est autotomisée. Il a d'abord été rattaché au genre *Homoosaurus*, puis distingué sous le nom d'*Ardeosaurus*. Celui-ci est classé dans les Rhynchocéphales par LYDEKKER (1888) et par ZITTEL (1889). NOPCSA (1908) l'attribue aux Sauriens et le place dans les Scincoïdes, sans justifier son opinion. CAMP (1923) démontre qu'il s'agit bien d'un Saurien ; il crée pour lui la famille des *Ardeosauridae*, qu'il place dans les *Gekkota*, en s'appuyant sur les caractères suivants : vertèbres larges et déprimés (on ne sait pas si elles sont amphicoeles ou munies d'un petit condyle postérieur) ; pariétal impair, large et plat ; nasaux et frontaux pairs ; postfrontaux petits ; arc postorbitaire ouvert ; arc hyoïde (ou 2^e épibranchial ?) rejoignant le processus paroccipital ; supratemporal (ou tabulaire) visible dorsalement ; humérus sans foramens ; pas d'ostéodermes ni d'ossifications crâniennes secondaires. La famille est séparée des autres Gekkotiens

par la présence d'une fenêtre supratemporale, limitée par un arc complet, par la persistance d'un foramen pinéal, par les orbites petites et le museau pointu, et enfin par l'absence apparente d'écailles épidermiques.

BROILI (1938) met en doute ces conclusions, et suppose que certains caractères de l'exemplaire (aujourd'hui perdu) sont dus à l'écrasement. Il rapproche les Ardéosauridés des Xantusioïdes, en s'appuyant sur un nouvel exemplaire spécifiquement distinct. Or il est peu probable que ce dernier appartienne au même genre, de sorte que l'argumentation de BROILI n'est pas rigoureuse. Au contraire, la trouvaille récente du genre mandchou *Yabeinosaurus* a fait connaître un fossile qui présente les traits essentiels d'*Ardeosaurus*, et qui parle donc en faveur de la validité des observations de MEYER.

J'admettrai ici l'opinion de CAMP sur la position des Ardéosauridés.

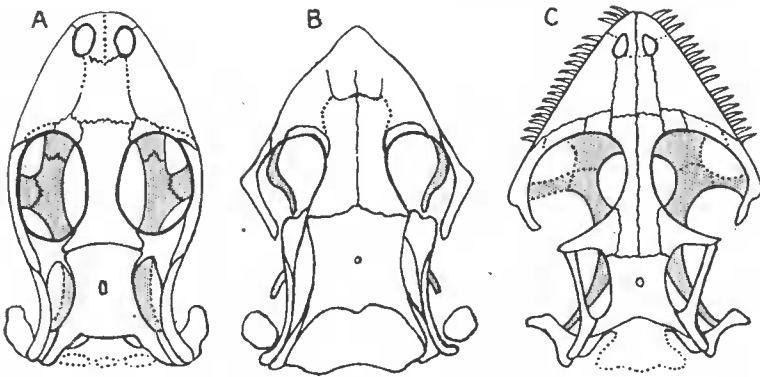


FIG. 1. — A : *Broilisaurus Schroederi*, d'ap. Broili (1938) $\times 2$.
B : *Ardeosaurus brevipes*, d'ap. Meyer (1860) $\times 3$.
C : *Yabeinosaurus tenuis*, d'ap. Endo & Shikama (1942) $\times 2$.

3. **Broilisaurus** gen. nov. — BROILI (1938) a créé l'espèce ? *Ardeosaurus Schroederi* (fig. 1A) sur un fossile de Wintershof près Eischätt, et lui a rapporté un autre exemplaire de la même région, précédemment attribué à « *Homoeosaurus* » *brevipes* Meyer.

L'animal ressemble à *A. brevipes* par sa taille, ses pattes courtes, sa queue autotome, et l'absence d'ostéodermes. Mais il présente des différences qui ont conduit BROILI à le séparer spécifiquement : museau large et arrondi, frontal impair et plus étroit, naux soudés, arc postorbitaire fermé, 31 vertèbres présacrées (amphicoeles) au lieu de 23-24. En fait, ces caractères justifient un genre particulier, pour lequel je propose le nom de *Broilisaurus*, et qu'on peut difficilement maintenir dans les Ardéosauridés.

BROILI, en corrigeant les déformations du crâne, propose une

reconstitution qui a un évident aspect scincomorphe. Mais le caractère amphicoele des vertèbres le conduit à séparer son fossile des Scincoïdes et à le placer dans les *Xantusioidea*, auprès des Xantusidés, dont les vertèbres sont procoeles, mais primitives, avec de petits condyles.

Le rapprochement — qui ne vaut pas en tout cas pour les Ardéosauridés — n'est pas absolument convaincant, même pour *Broilisaurus*. Celui-ci diffère de *Xantusia*, non seulement par ses vertèbres, mais aussi par son pariétal impair, ses fenêtres supratemporale et infraorbitaire non oblitérées et ses clavicules non perforées. En outre l'aspect d'ensemble du crâne fossile (BROILI 1938, pl. 3) rappelle curieusement les Gekkonidés par son museau large et déprimé, sa vaste lumière médiopalatine, et ses dents fines et nombreuses. Au point qu'on peut se demander si BROILI n'a pas exagéré l'importance de l'écrasement, en se laissant influencer par le modèle scincomorphe qui lui a servi de guide. La position du genre est donc encore douteuse. Peut-être s'agit-il d'une forme compréhensive (malgré son pariétal impair), encore proche de la souche commune des *Ascalabota* et des *Autarchoglossa*, mais déjà engagée dans la voie Scincomorphe.

4. **Bavarisaurus** gen. nov. — WAGNER (1852) a fondé l'espèce *Homoeosaurus macrodactylus* sur un exemplaire de Kelheim. L'empreinte, dessinée par WAGNER (1852, pl. 18), appartenait à une collection privée et paraît perdue. La contre-empreinte (Musée de Munich) a été lithographiée par MEYER (1860, pl. 11, fig. 5) et une partie a été photographiée par BROILI (1925, pl. 4). L'espèce est rattachée au genre *Homoeosaurus* par son créateur et par la plupart des auteurs, et même AMMON (1885) la réunit spécifiquement avec *H. Maximiliani* Meyer. Encore en 1925, BROILI ne met pas en doute sa position générique et la range dans le groupe des *Homoeosaurus* à pattes longues. En 1952, HUENE (p. 193 et 196) remarque que cette forme n'est pas un *Homoeosaurus*, mais pourrait être un Lacertilien. L'étude des figures et descriptions me conduit à la même conclusion. Il s'agit bien d'un Saurien, appartenant à un genre particulier, pour lequel je propose le nom de *Bavarisaurus*.

Ses différences avec *Homoeosaurus* sont indéniables. Les dents sont relativement longues, fines, aiguës, légèrement recourbées, apparemment pleurodentes ou subpleurodentes. La face supérieure du crâne est très distincte de celle d'*Homoeosaurus*, que BROILI (1925, pl. 3) a fait connaître. Chez *Bavarisaurus*, le frontal est impair et moins étroit ; le pariétal, impair, large et plat, s'articule amplement avec le frontal par une suture transversale ; le foramen pinéal est absent (MEYER dit expressément n'avoir pu l'observer) ; le maxillaire a une conformation lacertilienne. Les trois éléments du bassin sont fermement unis, alors qu'ils sont habituellement dissociés chez

Homoeosaurus ; le pubis est typiquement lacertilien (comparer, dans BROILI 1925, celui de *Bavarisaurus*, pl. 4, et celui d'*Homoeosaurus*, pl. 1 et 7). Le sacrum est également différent : chez *Homoeosaurus*, la 2^e côte sacrée est fourchue ; celle de *Bavarisaurus* est une simple baguette, oblique vers l'avant, assez comparable à celle d'un Iguane. Pour le tarse, les observations de BROILI montrent que, chez les authentiques *Homoeosaurus*, la suture entre astragale et fibulaire reste toujours visible, et que même l'intermédiaire est parfois individualisé ; au contraire, *Bavarisaurus* possède un élément tarsien proximal unique, sans trace de suture. La présence de côtes abdominales chez *Bavarisaurus* n'est pas pleinement démontrée ; il s'agit, en tout cas, d'un appareil beaucoup plus discret que celui d'*Homoeosaurus*. Enfin, BROILI observe des ossifications nodulaires dans la peau des divers *Homoeosaurus*, mais il ne les retrouve pas chez *B. macrodactylus*.

Ces particularités séparent clairement *macrodactylus* de *Homoeosaurus*, et beaucoup interdisent l'inclusion du premier dans les Rhynchocéphales. Il est regrettable que la région temporale ne soit pas conservée ; mais les caractères observables, et surtout ceux des dents, du pariétal et du pubis, conduisent à le ranger dans les Sauriens. *Bavarisaurus* est évidemment distinct d'*Ardeosaurus* et de *Broilisaurus*, dont il diffère notamment par sa taille plus grande, son tronc court (22 vertèbres présacrées), ses pattes longues, l'absence de foramen pinéal, et ses dents peu nombreuses (inconnues, il est vrai, chez *Ardeosaurus*).

KIMMÉRIDIEN SUPÉRIEUR DU BUGEY (FRANCE).

5. **Euposaurus** Jourdan 1862. — Le génotype est *E. Thiollierei* Lortet (1892, p. 73-75, pl. 6, fig. 7-10), de Cerin, d'abord attribué aux Rhynchocéphales. BOULENGER (1893, p. 208) démontre qu'il s'agit d'un Saurien et le rapproche des Anguïdés, à cause de sa fenêtre temporale plafonnée et de ses clavicules non dilatées. Cette opinion, très défendable, est acceptée par CAMP (1923, p. 318-319), qui crée pour le fossile la famille des *Euposauridae*, placée dans les Anguimorphes.

Une autre espèce du même gisement, *E. cerinensis* Lortet (1892, p. 75-80, fig. 3-4) n'est pas clairement interprétable sur les figures. D'après LORTET, la fenêtre temporale est également plafonnée. Mais la classification définitive de l'espèce nécessiterait l'étude du matériel original.

JURASSIQUE SUPÉRIEUR (OU CRÉTACÉ INFÉRIEUR ?)
DE MANDCHOURIE.

6. *Yabeinosaurus* Endo & Shikama 1942. — L'unique espèce, *Y. tenuis* Endo & Shikama (fig. 1 C), provient des couches à *Lycopera*, formation Tsatzushan, de Mandchourie. Le fossile a été comparé avec *Broilisaurus Schroederi*, et les différences constatées ont conduit les auteurs (qui n'ont pas fait la comparaison avec *Ardeosaurus brevipes*) à créer la famille des *Yabeinosauridae*. Or les caractères de celle-ci, contrôlables sur les figures, sont précisément ceux des *Ardeosauridae*. On relève notamment la forme triangulaire du museau, les nasaux et frontaux pairs, l'arc postorbitaire ouvert, le nombre restreint (25) des vertèbres présacrées. Il s'ensuit qu'on doit conclure à une synonymie entre les deux familles. Par contre, le genre *Yabeinosaurus* présente quelques particularités, notamment dans les proportions des os du crâne, et doit être maintenu. La description du genre mandchou fait apparaître en outre des caractères importants : vertèbres procoeles ; absence de côtes abdominales ; dents pleurodentes, aiguës et recourbées ; peau sans écailles épidermiques, sauf une file unisériée de plaques cornées sur la queue. Il n'est pas impossible que ces divers caractères aient été également présents chez *Ardeosaurus*, où l'on ne peut les contrôler, et qu'ils doivent s'ajouter à la diagnose de la famille des Ardéosauridés.

7. *Teilhardosaurus* Shikama 1947. — L'espèce *T. carbonarius* Shikama 1947, de la formation Husin, est fondée sur une petite mandibule dont les dents rappellent *Macellodus* par leur ornementation, mais leur fût cylindrique est fixé sur le bord libre du dentaire, de sorte qu'elles peuvent être qualifiées de protacrodentes.

JURASSIQUE SUPÉRIEUR DE L'AMÉRIQUE DU NORD.

Le seul fossile nord-américain de cet âge qui ait été rapporté aux Sauriens est un dentaire de la formation Morrison, nommé *Cteniogenys antiquus* Gilmore (1928, p. 162-163, pl. 20, fig. 13-14). L'auteur émet des doutes sur sa position systématique et suppose même qu'il pourrait appartenir à un Amphibien. En fait, la morphologie de l'os interdit de le maintenir dans les Sauriens, ou même dans les Reptiles. Il s'ensuit que les Sauriens ne sont pas connus en Amérique avant le Crétacé supérieur.

CONCLUSION.

Les Sauriens du Jurassique supérieur ne sont encore connus que dans l'Ancien Monde. Dès cette époque, ils avaient acquis une grande

variété. Sept genres sont reconnus ici ; ils représentent plusieurs familles, qui semblent annoncer déjà les grandes subdivisions actuelles : Ascalabotes, Scincomorphes et Anguimorphes. Cependant, les familles jurassiques ne se laissent pas identifier avec celles d'aujourd'hui, lesquelles ne sont connues avec certitude qu'à partir du Crétacé terminal et surtout du Tertiaire. Il faut remarquer que cette variété initiale ne peut s'expliquer que comme l'aboutissement d'une différenciation triasico-jurassique sur laquelle nous ne possédons encore aucun document.

Laboratoire de Paléontologie du Muséum.

NOTE. — Un important travail de E. KUHN (*Mém. suisses Pal.*, **69**, 2, 1952), parvenu durant l'impression de cette note, fait connaître un beau matériel d'*Askeptosaurus italicus* Nopcsa 1925, du Trias de Suisse et d'Italie ; ce fossile est interprété comme un rameau précoce des *Squamata*, adapté à une vie semi-aquatique (fam. *Askeptosauridae*).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AMMON (L. von) 1885. — *Abh. bayer. Acad. Wiss.*, 2. Kl., **15**, 2, pp. 449-528, 2 pl.
- BOULENGER (G. A.) 1893. — *Ann. Mag. Nat. Hist.* (6), **11**, p. 204-210.
- BROILI (F.) 1925. — *Sitz. bay. Ak. Wiss., math.-nat. Abt.*, **1925**, pp. 81-121, 1 fig., 9 pl.
- BROILI (F.) 1938. — *Ibid.*, **1938**, pp. 97-114, 2 fig., 4 pl.
- CAMP (C. L.) 1923. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **48**, pp. 289-481, fig. et pl.
- ENDO (R.) & SHIKAMA (T.) 1942. — *Bull. Centr. Nat. Mus. Manchoukuo*, **3**, pp. 1-20, 3 fig., 9 pl.
- GILMORE (C. W.) 1928. — *Mem. Nat. Acad. Sc.*, **22**, 3, ix + 201 p., 105 fig., 27 pl.
- HOFFSTETTER (R.) 1953. — Sur la position systématique de *Santaisaurus*. *Bull. Soc. Geol. Fr.* (6), **3**, sous presse (séance du 2-3-1953).
- HUENE (F. von) 1952. — *Palaeontographica*, Abt. A, **101**, 5-6, pp. 167-200, 2 pl.
- JOURDAN (Cl.) 1862. — Reptiles fossiles du Bugey, 10 pl. lithog. avec légendes manuscrites, Mus. Lyon. Légendes publiées par HÉBERT, *Rev. Soc. Sav.*, **2** (1862), p. 261.
- KOBAYASHI (T.) 1942. — *Jap. Journ. Geol. Geog.*, Trans. Abst., **18**, n° 4, Abst. n° 267, pp. 66-67.
- LORTET (M.) 1892. — *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, **5**, 1, 139 p., 10 fig., 12 pl.
- LYDEKKER (R.) 1888. — *Cat. Foss. Rept. Amph. Brit. Mus. Pt. I.*
- MEYER (H. von) 1855. — *N. Jahrb. Min. Geol. Pal.*, **23**, pp. 326-337.
- MEYER (H. von) 1860. — *Zur Fauna der Vorwelt. Rept. lith. Schiefer...* Frankfurt.
- NOPCSA (F.) 1908. — *Beitr. Pal. Geol. Oester. Ung. Or.*, **21**, pp. 33-62, 5 fig., pl. 3.

- OWEN (R.) 1854. — *Quart. Journ. Geol. Soc. London*, **10**, pp. 420-433, 12 fig.
- OWEN (R.) 1855. — *Ibid.*, **11**, pp. 123-124, 1 fig.
- OWEN (R.) 1861. — *Monog. Foss. Lacert. Rept. Purbeck Form. Pt. V*, pp. 33-39, pl. VIII.
- SHIKAMA (T.) 1947. — *Proc. Jap. Acad.*, **23**, 7, p. 76-84, 5 fig.
- TEILHARD DE CHARDIN (P.) 1943. — *Geobiologia*, **1**, pp. 78-81.
- WAGNER (A.) 1852. — *Abh. bay. Ak. Wiss., math.-phys. Kl.*, **6**, 3, pp. 661-710, pl. 17-20.
- YOUNG (C. C.) 1948. — *Amer. Journ. Sc.*, **246**, 11, pp. 711-719, 3 fig.
- ZITTEL (K. von) 1889. — *Handbuch der Paläontologie*, III.